

Méthode d'estimation de la part due à la pollinisation dans l'expression du taux de nouaison

R. LECOUSTRE (1) et P. de REFFYE (2)

Résumé. — Les principes de la modélisation de la fertilité de *Elaeis guineensis* sont rappelés. Le modèle de MM. Baudouin et de Reffye est discuté et amélioré. Une méthode plus simple et plus pratique de dépouillement des régimes est mise au point ainsi que le modèle simplifié qui y correspond ; les calculs qui en découlent permettent de définir la fertilité au champ d'un palmier à huile après pollinisation manuelle saturante. Un modèle faisant intervenir un indice de pollinisation, notion qui peut permettre de juger du bien-fondé d'une pollinisation assistée, est ensuite développé et exploité. Le lecteur trouvera également la méthode de résolution des systèmes d'équations non linéaires par le maximum de vraisemblance.

INTRODUCTION

La production du palmier à huile est tributaire du taux de nouaison numérique (nombre de fruits noués sur total des fleurs initiales) et, par là-même, de la qualité de la pollinisation.

Cette dernière est en partie assurée par un transport passif du pollen dans l'air en conditions de masculinisation suffisante, mais elle est surtout le fait des insectes qui visitent les inflorescences mâles et femelles [6] ; en Afrique Occidentale ce sont, en particulier, les Curculionidae du genre *Elaeidobius*.

Ainsi note-t-on une sous-pollinisation manifeste pour les hybrides interspécifiques *E. melanococca* × *E. guineensis* dont les fleurs femelles paraissent moins attractives pour les insectes pollinisateurs. On a également pu attribuer de faibles taux de nouaison, dans des zones où la féminité des palmiers est forte, à de la sous-pollinisation par absence d'insectes efficaces (Malaisie, Indonésie, Amérique latine).

Le but de cet article est de présenter une méthode théorique de calcul d'un indice de pollinisation, basée sur des observations biologiques qui ont été effectuées tant sur les insectes pollinisateurs que sur les inflorescences du palmier à huile.

I. — MODÉLISATION DE LA FERTILITÉ

Baudouin [2, 3], Schwendiman et de Reffye [3] ont posé les bases du calcul de la fertilité du palmier à huile en conditions de pollinisation manuelle saturante (plus de 3 grains de pollen utiles par fleur à 3 ovules dans le cas du palmier à huile).

Trois paramètres suffisent à contrôler le nombre d'embryons par fruit :

p_1 : probabilité d'avoir un sac embryonnaire normal,
 p_2 : probabilité pour qu'un sac embryonnaire normal donne un albumen après pollinisation,

R : paramètre qui caractérise la compétition entre les albumens d'une même graine ; on trouve en effet notable-

ment moins de graines à 2 ou 3 albumens qu'il ne devrait y en avoir par le seul jeu des probabilités p_1 et p_2 de la fertilité (Fig. 1).

Ce modèle nécessite, pour le calcul de p_1 en particulier, des observations qui recourent à l'emploi d'une loupe binoculaire pour l'examen des jeunes graines. De plus, l'interprétation des figures ainsi observées est assez délicate.

Il est plus judicieux, pour établir une méthode applicable partout et par tous, de regrouper l'enchaînement des probabilités p_1 et p_2 en une seule probabilité $P = p_1 \times p_2$, qui exprime la fertilité au champ.

Pour compter les albumens des graines, il suffit alors de couper les épillets sur une inflorescence plus de trois semaines après la floraison et d'en sectionner les fruits au sécateur ou au hachoir. On contrôle alors les 4 catégories de fruits à 0, 1, 2 ou 3 albumens avec les 2 paramètres P et R .

On observe les classes suivantes (A, B, C, D, Fig. 1b).

L'estimation de ces paramètres à partir des quatre catégories se fait aisément par la méthode du maximum de vraisemblance (Tabl. V).

Des observations complémentaires démontrent que le modèle de Baudouin [2, 3], Schwendiman et de Reffye [3], très correct sur de faibles échantillons (50 à 100 fleurs), est mis en défaut sur de grands échantillons (700 à plus de 1 000 fleurs). Ces considérations nous ont conduit à améliorer ce modèle en le modifiant légèrement. Les probabilités de transition, par le jeu de la compétition entre les différentes classes, s'effectuent comme présenté par la figure 2.

K prend des valeurs comprises entre 0 et 1 ; les ajustements permettent de remarquer que sa valeur moyenne est égale à 0,25 environ. La modification effectuée avec cette valeur moyenne améliore quelque peu le test de Khî 2 sans faire perdre de degré de liberté supplémentaire, les classes observées sont alors les suivantes : A, B, C, D de la Fig. 2b.

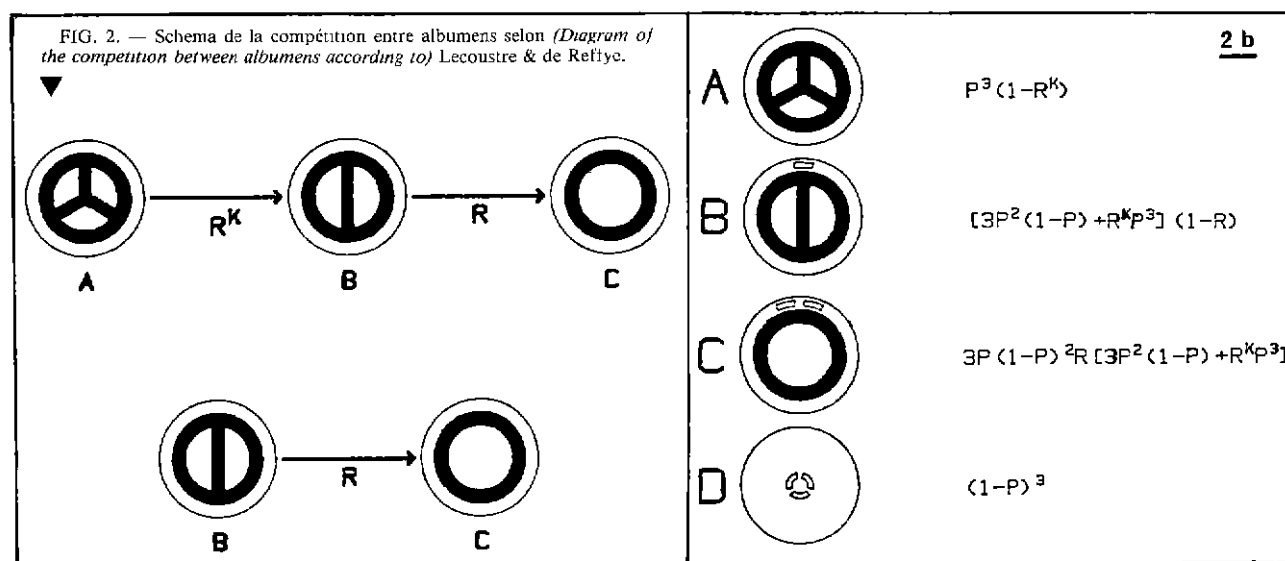
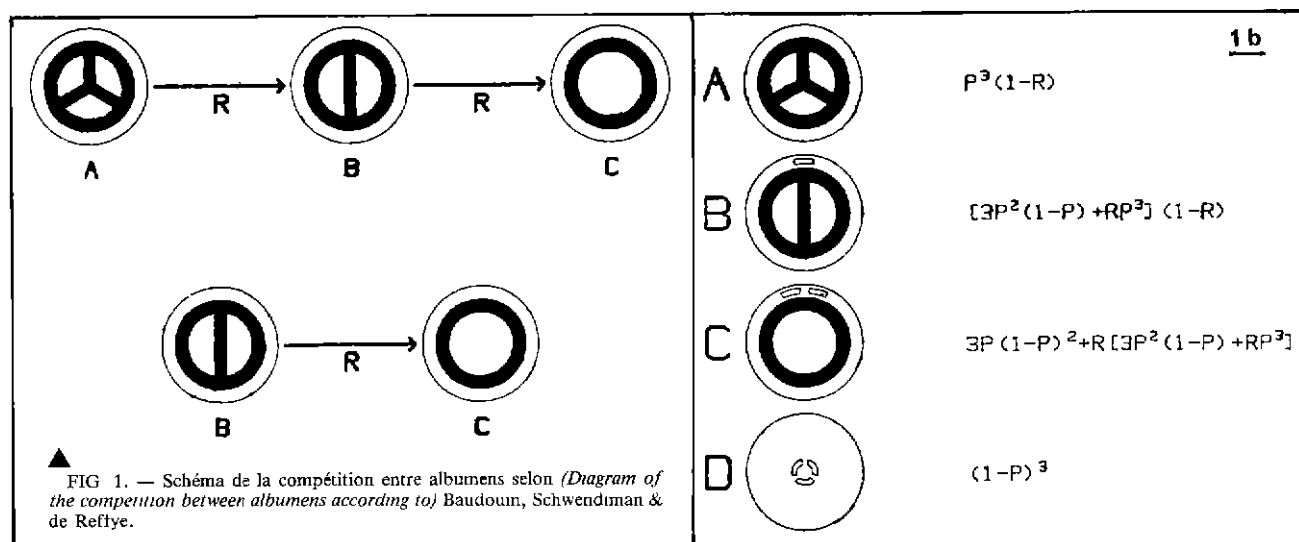
Les tableaux I, II et III montrent des exemples typiques obtenus en surpollinisation manuelle sur *Elaeis guineensis*, *Elaeis melanococca* et leur hybride F1 interspécifique.

Des calculs d'ajustement à ce modèle ont permis de vérifier la constance de P sur des fécondations saturantes consécutives, espacées de 4 mois, réalisées sur un même palmier ($P = 0,755$ et $0,707$).

(1) IRHO-CIRAD, Laboratoire de biomodélisation, Montpellier (*)

(2) CIRAD, Directeur du Laboratoire de biomodélisation, Montpellier (*)

(*) CIRAD, B.P. 5035, 34032 Montpellier Cedex (France).



D'autres surpollinisations ont été effectuées à 2 mois d'intervalle sur 4 palmiers différents ; P a été trouvé compris entre 0,650 et 0,750.

On peut donc en conclure que P est constant pour un palmier donné ; il semble par contre que R varie.

TABEAU I. — Ajustement au modèle pour un régime d'*Elaeis guineensis* ayant reçu une pollinisation saturante à l'aide de pollen de *E. guineensis* (parcelle F 62)

(Adjustment to the model for an *Elaeis guineensis* bunch which was over-pollinated with *E. guineensis* pollen-plot F 62)

Nombre d'albumens/noix (Nber of albumens/nut)	Nombre de noix (Number of nuts)		Valeur des paramètres (Value of parameters)	Intervalle de confiance d'estimation des paramètres (Parameter estimation confidence interval)
	Observé (observed)	Calculé (calculated)		
3	10	9,67	P = 0,608 R = 0,888 K = 0,40	0,034 0,013
2	67	67,36		
1	797	797,08		
0	56	55,89		

TABLEAU II. — Ajustement au modèle pour un régime d'*Elaeis melanococca* ayant reçu une pollinisation saturante à l'aide de pollen de *E. guineensis* (parcelle I 65)
(Adjustment to the model for an *Elaeis melanococca* bunch which was over-pollinated with *E. guineensis* pollen-plot I 65)

Nombre d'albumens/noix (Nber of albumens/nut)	Nombre de noix (Number of nuts)		Valeur des paramètres (Value of parameters)	Intervalle de confiance d'estimation des paramètres (Parameter estimation confidence interval)
	Observé (observed)	Calculé (calculated)		
3	0	0,00	P = 0,295	0,017
2	1	1,00		
1	959	959,00	R = 0,997	0,003
0	517	517,00	K = 0,00	

TABLEAU III. — Ajustement au modèle pour un régime d'hybride F1 ayant reçu une pollinisation saturante à l'aide de pollen de *E. guineensis* (parcelle M 13)
(Adjustment to the model for an F1 hybrid bunch which was over-pollinated with *E. guineensis* pollen-plot M 13)

Nombre d'albumens/noix (Nber of albumens/nut)	Nombre de noix (Number of nuts)		Valeur des paramètres (Value of parameters)	Intervalle de confiance d'estimation des paramètres (Parameter estimation confidence interval)
	Observé (observed)	Calculé (calculated)		
3	0	0,00	P = 0,094	0,007
2	3	3,00		
1	704	704,00	R = 0,956	0,025
0	2 050	2 050,00	K = 0,00	

II. — CALCUL DE LA FERTILITÉ ET DE LA COMPÉTITION EN POLLINISATION LIBRE NON SATURANTE

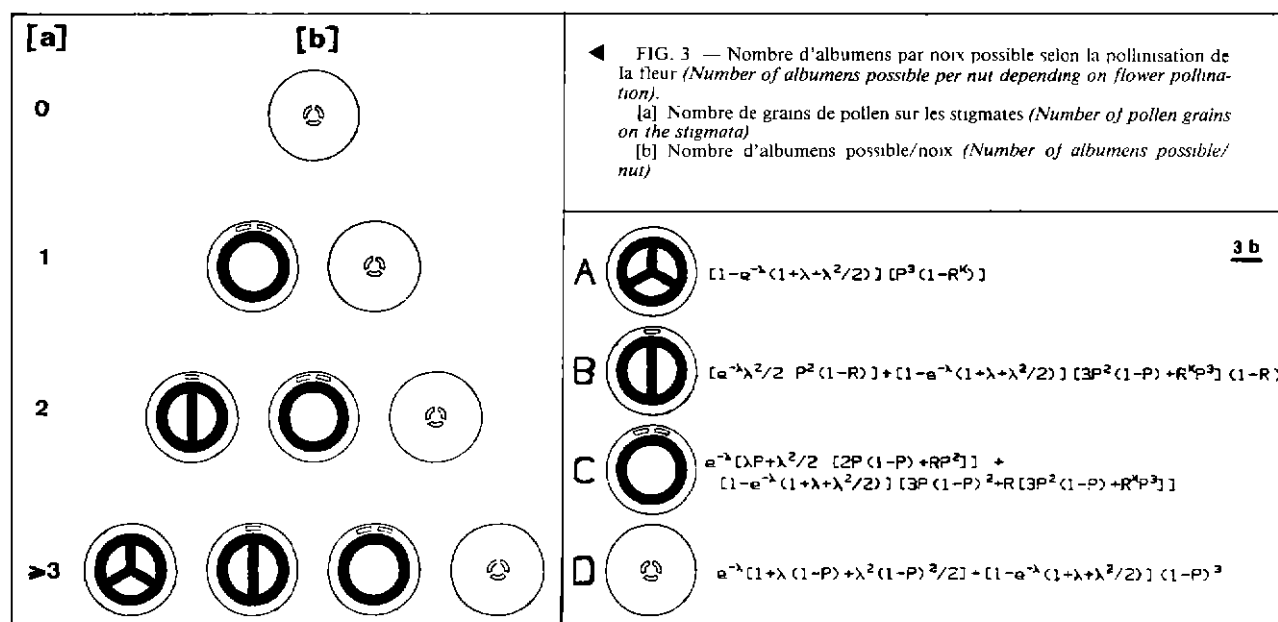
Si l'inflorescence est sous-pollinisée, un certain nombre de fleurs auront moins de grains de pollen disponibles que d'ovules fécondables. Dans ce cas, on observe les différents cas représentés sur la figure 3, car la sous-pollinisation limite forcément le stock d'ovules fécondés.

Des observations, à la loupe binoculaire, sur des fleurs

issues d'inflorescences fécondées en pollinisation libre ont montré l'existence fréquente d'une sous-pollinisation à La Mé (présence de styles de fleurs sans aucun grain de pollen).

La sous-pollinisation, si elle est ignorée, aura donc un effet pernicieux sur l'estimation du paramètre P de fertilité.

En admettant que les distributions de pollen soient, dans le cas du palmier à huile, de type poissonnien, comme cela semble en être le cas d'après des observations réalisées en



1985 à La Mé [11], on trouverait des fluctuations de P d'une récolte à l'autre.

Or, de Reffye [17, 18, 19] a montré que, chez deux plantes tropicales cultivées, le cacaoyer et le caféier, le paramètre P de transformation de l'ovule en graine est constant pour un arbre et un clone donnés. C'est donc cette hypothèse « nulle » qu'il convient de retenir et imputer les variations de P à celles de la pollinisation.

On calcule facilement les fréquences des quatre catégories de noix attendues en fonction de la fertilité P, de la compétition R et de la loi de pollinisation de paramètre λ , en passant par la fonction génératrice du système, les classes observées sont comme dans la Fig. 3b.

Le fait de n'avoir que 4 classes de fruits pour estimer 3 paramètres, ce qui ne laisse aucun degré de liberté pour les calculs statistiques, n'est pas gênant car la validité de la distribution binômiale de la fertilité et de la compétition a été bien démontrée ([2, 3] et chapitre I du présent article) et que, en outre, les distributions de Poisson du pollen sur les styles semblent bien établies pour le palmier à huile [11].

La résolution de ce système d'équations par la méthode du maximum de vraisemblance, à partir d'un échantillon, pose cependant un problème dans ce cas précis du fait de la convergence connue entre la loi de Poisson et la loi binômiale. Celle-ci peut induire un pur processus binomial pour lequel la méthode de calcul aura des problèmes à séparer P de λ . En appliquant les formules qui calculent P et R en pollinisation saturante, la combinaison de la loi de Poisson et de la loi binômiale calculerait une valeur apparentes de la fertilité (P') majorée par $\lambda P/3$. Les ajustements resteraient corrects au sens du test de Khî 2 mais la fertilité estimée P' changerait d'un contrôle à l'autre en fonction de λ . C'est vraisemblablement un défaut de la pollinisation manuelle qui a fait conclure Baudouin [2] à des variations saisonnières de p2.

La méthode du maximum de vraisemblance nous fournit également la précision de l'estimation pour chacun des paramètres calculés.

Quelques exemples de calculs réalisés sur des arbres de la lignée témoin d'*Elaeis guineensis* (L 2T \times D 10D) échantillonnés sur la Station de La Mé permettent de remarquer, en conditions de pollinisation libre, une très bonne stabilité de P, et même de R, et une extrême variabilité de l'indice de pollinisation λ (de 1,5 à plus de 15). Ces fluctuations n'ont encore pas pu, pour l'instant, être reliées soit à l'environnement floral, soit aux conditions climatiques ou au trafic observé des insectes.

III. — VÉRIFICATION DES VALEURS DES PARAMÈTRES CALCULÉS. MODÈLE INCLUANT L'INDICE λ DE POLLINISATION

Il est maintenant judicieux de vérifier certaines valeurs des paramètres calculés au chapitre I.

1. — Vérification de la condition de pollinisation saturante.

Le modèle établi au chapitre II doit nous permettre de vérifier que les conditions de la pollinisation sont effectivement saturantes lors des calculs précédents des paramètres P et R sur les mêmes régimes.

Le calcul permet de confirmer que l'indice de pollinisation est effectivement très élevé dans les quatre traitements ($\lambda > 15$) et que les conditions de pollinisation sont donc effectivement saturantes pour ces exemples. On note, en outre, l'excellente convergence des valeurs de P, R et K calculées avec les 2 modèles.

2. — Calcul des paramètres de fertilité et de compétition des mêmes palmiers sur des régimes en pollinisation libre.

Un régime a été récolté sur chacun des deux palmiers pris en exemple, ces régimes sont issus d'une floraison datant de 3 mois au moins après celle qui a donné le second régime analysé, après pollinisation manuelle, sur chacun de ces palmiers.

On se rend compte que les conditions naturelles sont loin de permettre une pollinisation saturante sur chacune des parcelles prises en compte (λ y vaut 1,6 et 2,2). Le tableau IV donne un aperçu de la distribution du nombre de grains de pollen par style.

TABLEAU IV. — Distribution des grains de pollen par style calculée pour 2 exemples
(Distribution of pollen grains per style, calculated on 2 examples)

Nombre de grains de pollen/style (Nber of pollen grains/style)	Nombre de fleurs (Number of flowers)	
	$\lambda = 1,6$ F 62 1-14	$\lambda = 2,2$ F 52 2-33
≥ 3	217	250
2	259	175
1	323	157
0	202	71

Ces nouveaux ajustements permettent de noter en outre, une fois encore, la constance des valeurs calculées du paramètre P (respectivement 0,756 et 0,658) alors que R reste variable.

3. — Calcul des paramètres de fertilité et de compétition, sur les mêmes exemples, en négligeant l'impact de la pollinisation.

Si on effectue l'analyse des 2 régimes précédemment étudiés, en considérant qu'on est en conditions de pollinisation saturante, on remarque après ajustement au premier modèle que la valeur de P est alors fortement sous-estimée (P' vaut respectivement 0,331 et 0,374).

Comme la théorie permettait de le prévoir (II), ces valeurs sont sensiblement du même ordre de grandeur que le produit $\lambda P/3$.

	P'	$\lambda P/3$
F 62 1-14	0,331	0,403
F 52 2-33	0,374	0,476

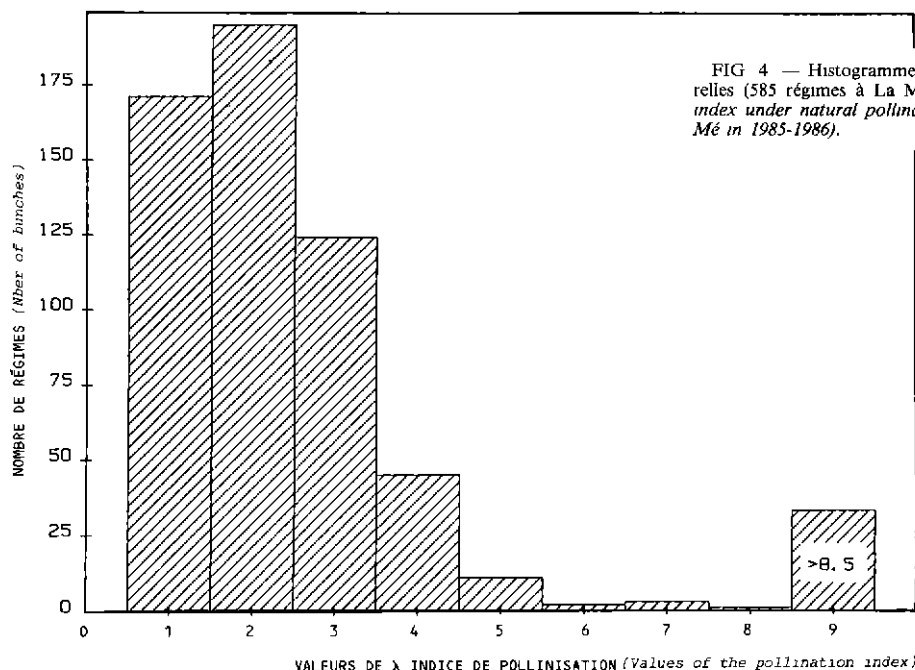


FIG 4 — Histogramme de l'indice de pollinisation en conditions naturelles (585 régimes à La Mé en 1985-1986) (Histogram of the pollination index under natural pollination conditions — 585 bunches sampled at La Mé in 1985-1986).

4. — Distribution de l'indice de pollinisation.

Cinq cent quatre-vingt-cinq régimes d'*Elaeis guineensis* ont été analysés à La Mé entre juillet 1985 et juin 1986.

On a regroupé les valeurs de λ calculées en classes (0,5-1,5 ; 1,5-2,5, ... ; 7,5-8,5 et $> 8,5$). La figure 4 donne la représentation graphique des fréquences des différentes classes. Il est visible que seulement 4 p. 100 des régimes analysés ont bénéficié d'une pollinisation saturante alors que près de 84 p. 100 ont reçu entre 0,5 et 3,5 grains de pollen par style en moyenne. Cette observation est la preuve d'une sous-pollinisation chronique en régime permanent de pollinisation naturelle sur la Station de La Mé.

5. — Première approche de la valeur de la fertilité selon les espèces d'*Elaeis*.

Quelques exemples d'analyses de la fertilité effectuées sur des régimes issus de pollinisation saturante pour les 2 espèces d'*Elaeis* cultivées et leur hybride interspécifique montrent que les fertilités sont comprises entre :

- 0,40 et 0,84 pour *Elaeis guineensis*,
- 0,30 et 0,40 pour *Elaeis melanococca*,
- 0,02 et 0,20 pour l'hybride interspécifique.

CONCLUSION

Le modèle mis au point et les calculs qui en découlent permettent de vérifier que la qualité de la pollinisation, manuelle ou naturelle, fait beaucoup varier le taux de nouaison. Si, par hasard, on ne se rendait pas compte des fluctuations de la qualité de la pollinisation, des conclusions erronées sur l'estimation du paramètre de fertilité seraient avancées.

Celui-ci ne paraît guère varier pour une lignée donnée (P vaut sensiblement 0,60 pour *E. guineensis*) alors que les travaux antérieurs [2] faisaient soupçonner des variations annuelles.

L'outil défini dans cet article permet d'une part d'apprécier le taux de fertilité, P, d'un palmier en particulier ou d'une lignée en y effectuant une pollinisation saturante. Quand on est sûr de celle-ci, on peut considérer que la valeur P estimée est caractéristique de l'arbre, voire de la lignée.

Les calculs peuvent alors, d'autre part, fixer avec une bonne précision le niveau atteint par l'indice de pollinisation. Cette deuxième application peut être utile pour vérifier le bien-fondé d'un recours à la pollinisation assistée ou (et) en contrôler l'efficacité.

On note que, pour un travail supplémentaire assez peu important, consistant à couper les fruits en 2 et à les classer, on peut, sur le même échantillon, calculer le classique taux de nouaison numérique et estimer la valeur des paramètres qui en sont la cause : la fertilité et l'indice de pollinisation. Seule la détermination de ces paramètres permet de réaliser les observations précisées au paragraphe précédent.

L'échantillon à prendre pour assurer une bonne estimation tant du taux de nouaison numérique que de la fertilité (et de la compétition interovulaire) et de l'indice de pollinisation est de l'ordre de 500 à 700 fruits, noués ou parthénocarpiques, et fleurs desséchées. Ce nombre est atteint, chez *Elaeis guineensis*, sur un échantillon de 40 à 50 épillets tirés au hasard.

Les techniques de calcul sont aisées à mettre en œuvre et le lecteur trouvera dans le tableau V la méthode du maximum de vraisemblance, très utile pour calculer les paramètres d'une distribution.

TABLEAU V. — Méthode de résolution du système dite du maximum de vraisemblance

Soient	N_a l'effectif de la classe A (3 albumens), N_b l'effectif de la classe B (2 albumens), N_c l'effectif de la classe C (1 albumen), N_d l'effectif de la classe D (pas d'albumen), A, B, C et D les effectifs théoriques de ces classes.
on définit :	
	$F = A^{(N_a)} * B^{(N_b)} * C^{(N_c)} * D^{(N_d)}$
on doit avoir :	
	$f(P) = d\text{Log}F/dP = 0$ soit $(N_a)A'/A + (N_b)B'/B + (N_c)C'/C + (N_d)D'/D = 0$ (A' = dérivée de A par rapport à P, de même B', C' et D')
de même :	
	$f(R) = d\text{Log}F/dR = 0$ et $f(\lambda) = d\text{Log}F/d\lambda = 0$

La résolution de ce système de 3 équations non linéaires à 3 inconnues se fait à l'aide de méthodes numériques mises en œuvre sur ordinateur. On part d'une solution approchée (P_0, R_0, λ_0) et on observe la convergence vers la solution théorique recherchée en plusieurs itérations jusqu'à ce que les différences $P_n - P_{n-1}, R_n - R_{n-1}, \lambda_n - \lambda_{n-1}$ aient atteint le seuil d'approximation fixé.

$$\begin{bmatrix} P_1 \\ R_1 \\ \lambda_1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_{1-1} \\ R_{1-1} \\ \lambda_{1-1} \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} df(P)/P & df(P)/R & df(P)/\lambda \\ df(R)/P & df(R)/R & df(R)/\lambda \\ df(\lambda)/P & df(\lambda)/R & df(\lambda)/\lambda \end{bmatrix}^{-1} * \begin{bmatrix} f(P_{1-1}) \\ f(R_{1-1}) \\ f(\lambda_{1-1}) \end{bmatrix}$$

Cette méthode d'estimation impose de calculer toutes les dérivées premières et secondes des fonctions A, B, C et D par rapport à P, R et λ . Elle permet de connaître, outre les valeurs estimées des paramètres, la précision de celles-ci pour chacun d'entre eux.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] ANDERSON R. L., BANCROFT T. A. (1952). — *Statistical theory in research*. Mac Graw-Hill Book Co. Inc New York, XIX-399 p.
- [2] BAUDOUIN L. (1983). — Etude de la fertilité de l'hybride interspécifique du palmier à huile *Elaeis melanococca* Gaut. \times *Elaeis guineensis* Jacq., Thèse Doct. Ing., Université Paris 11, 122 p.
- [3] BAUDOUIN L., SCHWENDIMAN J. et REFFYE P. de (1984). — Principes de l'analyse de la fertilité chez l'hybride F1 du palmier à huile *Elaeis melanococca* Gaut. \times *Elaeis guineensis* Jacq. et chez les espèces parentales. Modèle probabiliste et interprétation biologique. *Agronomie*, 1984, 4, N° 9, p. 861-869.
- [4] CORRADO F. (1984). — La conformation de los racimos de palma africana en las plantaciones de Colombia, que poden espera los palmeros colombianos de la introducion del insecto polinizador *Elaeidobius kamerunicus* ? *Palmas*, 1984, 5, N° 3, p. 66-87.
- [5] COUR P. et VAN CAMPO M. (1980). — Previsions de récoltes à partir de l'analyse du contenu pollinique de l'atmosphère. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 290, Série D, p. 1043-1046.
- [6] DESMIER de CHENON R. (1980). — New data on the entomophil pollination of oil palm in West Africa. *Communication SOC-FINDO A* 111, 45 p.
- [7] FATAYE AKAMOU (1982). — Rôle des principaux insectes dans la pollinisation des palmiers à huile en Côte d'Ivoire. Rapport de stage sous la direction de MM. LECOUSTRE et PHILIPPE. Station Palmier à huile IRHO-CIRAD de La Mé, Côte d'Ivoire, 34 p.
- [8] FATAYE AKAMOU (1984). — Etude de la biologie des différents insectes pollinisateurs et de leurs antagonistes ainsi que des ravageurs d'inflorescences. Rapport de stage sous la direction de MM. MARIAU, LECOUSTRE et PHILIPPE. Station Palmier à huile IRHO-CIRAD de La Mé, Côte d'Ivoire, 39 p.
- [9] FAURE R. (1978). — *Précis de recherche opérationnelle*, Dunod, Paris.
- [10] FELLER W. (1957). — An introduction to probability theory and its applications, Vol. I. Wiley International Ed., G.B.
- [11] LECOUSTRE R. et REFFYE P. de (1985). — Contribution à la connaissance de l'élaboration du rendement du palmier à huile. Etudes préliminaires et principes de la nature de la pollinisation du palmier à huile. *Rapport Interne IRHO-Doc LM/BMST n° 2*, 1/10/1985.
- [12] MOSSU G., PAULIN D. et REFFYE P. de (1981). — Influence de la floraison et de la pollinisation sur les rendements du cacaoyer. Liaisons mathématiques entre les données expérimentales, équation des rendements. *Café, Cacao, Thé*, 25, N° 3, p. 155-168.
- [13] N'DA KOUASSI J. (1982). — Etudes biologiques de 5 insectes pollinisateurs du palmier à huile. Rapport de stage sous la direction de MM. LECOUSTRE et PHILIPPE. Station Palmier à huile IRHO-CIRAD de La Mé, Côte d'Ivoire, 25 p.
- [14] N'DARIMIRIDJE J. B. (1983). — Influences climatiques, de la situation géographique et de la densité de plantation sur le trafic des insectes pollinisateurs et le taux de nouaison sur *E. guineensis*. Rapport de stage sous la direction de MM. LECOUSTRE et PHILIPPE. Station Palmier à huile IRHO-CIRAD de La Mé, Côte d'Ivoire, 15 p.
- [15] N'GORAN DJE J. (1982). — Etude du trafic des insectes sur les fleurs femelles ; importance des populations sur les fleurs mâles. Rapport de stage sous la direction de MM. LECOUSTRE et PHILIPPE. Station Palmier à huile IRHO-CIRAD de La Mé, Côte d'Ivoire, 44 p.
- [16] PARVAIS J.-P., REFFYE P. de et LUCAS P. (1977). — Observations sur la pollinisation libre chez *Theobroma cacao*. Analyse mathématique des données et modélisation. *Café, Cacao, Thé*, 21, N° 4, p. 253-262.
- [17] REFFYE P. de (1975). — Formulation mathématique des facteurs de la fertilité dans le genre *Coffea*. Thèse 3^e cycle, Université Orsay, Paris Sud.
- [18] REFFYE P. de, PARVAIS J.-P., MOSSU G. et LUCAS P. (1978). — Influence des aléas de la pollinisation sur les rendements du cacaoyer. Modèle mathématique et simulation. *Café, Cacao, Thé*, 17, N° 4, p. 251-274.
- [19] REFFYE P. de, PARVAIS J.-P., COULIBALY N. et GERVAIS A. (1980). — Etude de la pollinisation du cacaoyer à partir du trafic des insectes. Modèle mathématique et simulation. *Café, Cacao, Thé*, 24, N° 2, p. 83-100.

SUMMARY

Method of estimating the role played by pollination in the expression of fruit-set rate.

R. LECOUSTRE, P. de REFFYE, *Oléagineux*, 1987, 42, N° 5, p. 175-183.

The principles of modelling *Elaeis guineensis* fertility are described. The model designed by Messrs Baudouin and de Reffye is discussed and improved. A more practical and simpler method of categorizing bunches is developed as well as the corresponding simplified model. Resulting calculations make it possible to define an oil palms's fertility in the field after over-pollination by hand. A model bringing into play a pollination index, a concept which makes it possible to determine whether assisted pollination is required, is then developed and exploited. The reader will find explained the method of maximum likelihood, which is used to resolve non-linear equation systems.

RESUMEN

Método para evaluar la parte que corresponde a la polinización en la manifestación de la tasa de fructificación.

R. LECOUSTRE y P. de REFFYE, *Oléagineux*, 1987, 42, N° 5, p. 175-183.

Se recuerdan los principios de la modelización de la fertilidad de *Elaeis guineensis*. Se discute y se mejora el modelo de los Sres Baudouin y de Reffye; se desarrolla un método más sencillo y cómodo de recuento de racimos, como también el modelo simplificado correspondiente; los cálculos que de ello se derivan permiten definir la fertilidad en el campo de una palma africana previa polinización manual saturante. Luego se desarrolla y aprovecha un modelo que utiliza un índice de polinización, noción ésta mediante la cual dándose el caso se podrá evaluar lo bien fundado de una polinización asistida. El lector también encontrará el método para solucionar sistemas de ecuaciones no lineales por la mayor verosimilitud posible.

Method of estimating the role played by pollination in the expression of fruit-set rate

R. LECOUSTRE (1) and P. de REFFYE (2)

INTRODUCTION

Oil palm production is dependent upon the numerical fruit-set rate (total number of fruits set over total number of initial flowers) and on the quality of pollination.

Pollination is partly ensured through the passive transport of pollen in the air, when masculinization is satisfactory, but is essentially guaranteed by insects which visit both male and female inflorescences [6]; in West Africa, the principal insects involved are Curculionidae of the *Elaeidobius* genus.

Hence, there is a pronounced under-pollination phenomenon observed on interspecific *E. melanococca* × *E. guineensis* hybrids, whose female flowers seem less attractive to pollinating insects. Low fruit-set rates in zones where palm tree femininity is high were also attributed to under-pollination through a lack of suitable insects (Malaysia, Indonesia, Latin America).

The aim of this article is to present a theoretical method of calculating a pollination index based on biological observations which were carried out both on pollinating insects and on oil palm inflorescences.

I. — FERTILITY MODELLING

Baudouin [2, 3], Schwendiman and de Reffye [3] laid the foundations for calculating oil palm fertility where there is manual over-pollination (more than 3 useful grains of pollen per flower, in the case of oil palm, each flower has 3 ovules).

Three parameters suffice for checking the number of embryos per fruit:

P1: probability of having a normal embryo sac,

P2: probability of a normal embryo sac producing an albumen after pollination,

R: parameter which characterizes the competition between different albumens in the same seed. In effect, there were

remarkably fewer seeds with 2-3-albumens than there should have been simply according to the set of fertility probabilities P1 and P2 (Fig. 1).

For this model, especially for calculating P1, the observations to be carried out require a binocular magnifier to examine young seeds. Moreover, interpreting the figures obtained from these observations is quite a delicate operation.

To establish a method which is applicable everywhere and by everyone, it is recommended to group the probabilities P1 and P2 together in a single probability ($P = P1 \times P2$) which expresses fertility in the field.

To count the number of albumens in the seed, all that needs to be done is to cut off spikelets on one inflorescence at least 3 weeks after flowering, and to cut up the fruits with shears or a butcher's knife. The 4 fruit categories, i.e. fruits with 0, 1, 2 or 3 albumens, can then be determined using the parameters P and R.

The following categories can be observed in Figure 1b.

An estimate of these parameters based on the 4 categories is easy to arrive at by using the method of maximum likelihood (Table V, see p. 183).

Additional observations indicate that the model designed by Baudouin [2, 3], Schwendiman and de Reffye [3] is not suitable for large samples (from 700 to more than 1,000 flowers), though it is perfectly sufficient for small samples (50-100 flowers). This situation led us to improve the model by slightly modifying it. The probability of transition brought about by the effect of competition between the categories works as shown in Figure 2.

K takes on values going from 0 to 1 and the adjustments made indicate that the mean value of K is approximately 0.25. Modifications carried out using this mean value slightly improve the χ^2 test without losing the additional degree of freedom. Hence, the categories observed are in Figure 2b.

Tables I, II and III give typical examples of over-pollination by hand on *Elaeis guineensis*, *Elaeis melanococca* and their F1 interspecific hybrid.

Adjustment calculations applied to this model made it possible to verify the invariability of P on successive over-fertilizations which were spaced 4 months apart, and carried out on the same palm tree ($P = 0.755$ and 0.707).

(1) IRHO-CIRAD, Biomodelling Laboratory, Montpellier (*).

(2) CIRAD, Director of the Biomodelling Laboratory, Montpellier (*).

(*) CIRAD, B.P. 5035, 34032 Montpellier Cedex (France)

Other over-pollination operations were carried out which were spaced 2 months apart on 4 different palm trees with P lying between 0.650 and 0.750.

It can therefore be concluded that P is constant for a given oil palm, whilst it seems that R is variable.

II. — CALCULATION OF FERTILITY AND COMPETITION UNDER NON-SATURATED NATURAL POLLINATION CONDITIONS

If the inflorescence is under-pollinated, a certain number of flowers will have fewer pollen grains than fertilizable ovules. In this situation the different cases represented in figure 3 are met, since under-pollination obviously limits the number of fertilized ovules.

Observations using the binocular magnifier on flowers from inflorescences fertilized through natural pollination have shown the frequent existence of under-pollination at La Mé (presence of flower styles without any pollen grains).

Hence, if under-pollination is ignored, it will jeopardize the estimation of the fertility parameter P.

Assuming that oil palm distribution is of the Poisson type, as seems to be the case based on observations carried out at La Mé in 1985 [11], it can be expected that P will fluctuate from one harvest to the next.

On two cultivated tropical plants, cocoa and coffee, de Reffye [17, 18, 19] showed that the P parameter involving the transformation of the ovule into seed is constant for a given tree and clone. Hence, it is this « nil » hypothesis which should be adopted, with P variations attributed to those found for pollination.

It is easy to calculate the frequencies of the 4 nut categories expected according to fertility P, competition R and the pollination law parameter λ . Using the system's generating function, the categories observed are as in Figure 3b.

The fact that there are only 4 fruit categories to evaluate 3 parameters, which leaves no degree of freedom for statistical calculations, does not present any difficulties since the validity of the binomial distribution of fertility and competition has been definitely confirmed ([2, 3] and section I of this article) and since, in addition, the Poisson distribution of pollen on the style seems to be well defined for oil palm [11].

Nonetheless, resolving this system of equations with the maximum likelihood method based on 1 sample does pose a problem in this specific case, given the known convergence between the Poisson and binomial laws. This convergence can involve a purely binomial process for which it would be difficult to separate P and λ with the method of calculation used. By applying the formulae which calculate P and R under saturated pollination conditions, combining the Poisson and binomial laws could be used to calculate an apparent fertility value (P') increased by $\lambda P/3$. Adjustments would remain correct within the Khí 2 test, but estimated fertility P' would change, depending on λ , from one control to the next. There is most likely a hand pollination problem involved, which led Baudouin to conclude that it was a question of P2 seasonal variations.

The method of maximum likelihood also gives precise estimates for each of the parameters calculated.

A few examples of calculations carried out on trees in the *Elaeis guineensis* control line (L 2T \times D 10 D) and sampled at the La Mé station indicate that there is very good P stability and even very good R stability as well as an extremely variable pollination index λ (from 1.5 to more than 15) under natural pollination conditions. For the time being, it has not been possible to link these fluctuations to either the floral environment or climatic conditions or even to observed insect traffic.

III. — VERIFICATION OF VALUES FOR CALCULATED PARAMETERS. MODEL INCLUDING THE POLLINATION INDEX λ

It is now wise to check certain values for the parameters calculated in section I.

1. — Verification of the saturated pollination condition.

The model determined in section II should make it possible to check whether pollination conditions were indeed excessive during the preceding calculations of P and R parameters on the same bunches.

This calculation enables us to confirm that the pollination index is, in fact, very high in 4 treatments ($\lambda > 15$) and that pollination conditions are therefore excessive for these examples. Furthermore, it can be noted that there is a convergence of P, R and K, calculated using these 2 models.

2. — Calculation of fertility and competition parameters, for the same palm trees, on bunches under natural pollination conditions.

A bunch was harvested from each of the two palm trees chosen; these bunches came from flowering which took place at least 3 months after that which gave the second bunch analyzed, after hand pollination on each of these palm trees.

It can be seen that natural pollination conditions are far from able to lead to over-pollination on each of the plots considered ($\lambda = 1.6$ and 2.2). Table IV gives an idea of the distribution of the number of pollen grains per style.

Moreover, these new adjustments make it possible to note, once again, that the values calculated for parameter P are constant (0.756 and 0.658 respectively) whilst those for R remain variable.

3. — Calculation of fertility and competition parameters on the same palm trees, without taking the effect of pollination into account.

If an analysis is made on the 2 bunches studied above, assuming that pollination conditions are excessive, it can be seen, after adjusting the first model, that the P value is drastically underestimated ($P' = 0.331$ and 0.374 respectively).

As suggested by the theory (II), these values are practically the same as the product $\lambda P/3$.

	P'	$\lambda P/3$
F 62 1-14	0.331	0.403
F 52 2-33	0.374	0.476

4. — Distribution of the pollination index.

A total of 585 *Elaeis guineensis* bunches were analyzed at La Mé between July 1985 and June 1986.

Calculated λ values were grouped into categories (0.5 — 1.5, 1.5 — 2.5, ... 7.5 — 8.5 and > 8.5). Figure 4 gives the graph of the frequencies for the different categories. It can be seen that only 4 p. 100 of the bunches analyzed benefitted from excessive pollination whilst 84 p. 100 received on average, between 0.5 and 3.5 grains of pollen per style. This observation confirms that there is chronic underpollination of permanent bunches under natural pollination conditions at La Mé.

5. — Initial estimate of the fertility value according to *Elaeis* species.

A few examples of fertility analyses carried out on bunches obtained by over-pollination on the two *Elaeis* species cultivated and their interspecific hybrid show that fertility values vary between :

- 0.40 and 0.84 for *Elaeis guineensis*,
- 0.30 and 0.40 for *Elaeis melanococca*,
- 0.02 and 0.20 for the interspecific hybrid.

CONCLUSION

The model developed and resulting calculations confirm that the quality of both natural and hand pollination considerably varies the fruit-set rate. If, for any reason, fluctuations in the

TABLEAU V. — Method of resolving the system known as maximum likelihood

Given that :	
N_a	= the number of seeds in category A (3 albumens),
N_b	= the number of seeds in category B (2 albumens),
N_c	= the number of seeds in category C (1 albumen),
N_d	= the number of seeds in category D (0 albumen),
with A, B, C, and D representing the theoretical number of seeds per category,	
F can be defined as :	
$F = A(N_a) * B(N_b) * C(N_c) * D(N_d)$	
which should give :	
$f(P) = d\text{Log}F/dp = 0$	
i.e. $(N_a)A'/A + (N_b)B'/B + (N_c)C'/C + (N_d)D'/D = 0$	
(A' is derived from A compared to P, as is B', C' and D')	
likewise :	
$f(R) = d\text{Log}F/dR = 0$ et $f(\lambda) = d\text{Log}F/d\lambda = 0$	
Resolving this non-linear 3-equation system with 3 unknowns involves digital methods used on the computer. The point of departure is an approximate solution (P_0, R_0, λ_0) and convergence towards the desired theoretical solution can be observed in several iterations up to where the differences $P_n - P_{n-1}$, $R_n - R_{n-1}$, $\lambda_n - \lambda_{n-1}$ have reached the pre-determined approximation threshold.	
$\begin{bmatrix} P_1 \\ R_1 \\ \lambda_1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_{1-1} \\ R_{1-1} \\ \lambda_{1-1} \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} df(P)/P & df(P)/R & df(P)/\lambda \\ df(R)/P & df(R)/R & df(R)/\lambda \\ df(\lambda)/P & df(\lambda)/R & df(\lambda)/\lambda \end{bmatrix}^{-1} * \begin{bmatrix} f(P_{1-1}) \\ f(R_{1-1}) \\ f(\lambda_{1-1}) \end{bmatrix}$	
These calculations require that all the primary and secondary derivatives of functions A, B, C and D compared to P, R and λ be calculated. Other than giving estimated parameter values, these calculations also make it possible to determine the accuracy of the method used for each parameter.	

quality of pollination are not noticed, erroneous conclusions will be drawn in estimating the fertility parameter.

This parameter does not seem to vary for a given genetic line ($P =$ nearly 0.60 for *E. guineensis*), though previous studies [2] suggested that annual variations occurred.

The tool defined in this article makes it possible to evaluate the fertility rate P for 1 particular palm tree or for a line of palm trees by manual over-pollination. When over-pollination is certain, it can be considered that the estimated P value is characteristic of the tree or even of the line.

In addition, calculations can precisely fix the level reached by the pollination index. This second application can be used to determine whether assisted pollination is required and/or to monitor its effectiveness.

In carrying out another relatively easy task, which consists in

cutting the fruits in half and categorizing them, it is possible to calculate, on the same sample, the standard numerical fruit-set rate and estimate the value of parameters which are responsible, i.e. fertility and the pollination index. Only when these parameters have been determined can the precise observations described above be carried out.

To ensure that good estimates are made of the numerical fruit-set rate, fertility (and interovulatory competition), and the pollination index, the size of the sample should be around 500-700 fruits, either set or parthenocarpic, and dried flowers. On *Elaeis guineensis*, a sample of 40 to 50 spikelets chosen at random is required to reach this number.

The calculation techniques are easy to use and Table V gives the method of maximum likelihood, which is very useful in calculating distribution parameters. ■

